

На правах рукописи

**ЖУКОВА Ольга Валерьевна**

**ПОПУЛЯЦИОННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ  
МИКРОВИДОВ МАНЖЕТКИ  
*Alchemilla vulgaris* L.s.l., Rosaceae**

03.00.05 – ботаника

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Казань – 2008

Диссертация выполнена на кафедре биологии растений ГОУВПО  
«Марийский государственный университет»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
Готов Николай Васильевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
Баранова Ольга Германовна

кандидат биологических наук, доцент  
Фардеева Марина Борисовна

Ведущая организация: Башкирский государственный университет  
(г. Уфа)

Защита состоится 16 октября 2008 г. в \_\_\_\_\_ час. на заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 в Казанском государственном университете по адресу: 420008, г. Казань, ул. Кремлёвская, 18, ауд. 211 гл. зд.

Факс: (843) 238-71-21

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Казанского государственного университета.

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2008 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Зелеев Р.М.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Апомиктическое размножение – широко распространенное явление у растений, оно все больше и больше привлекает к себе внимание биологов самых различных специальностей (Мейер, 1937; Розанова, 1946; Левина, 1971; Петров, 1976). Эволюционная роль апомиксиса по-прежнему остается неясной, единого мнения по этому вопросу нет (Stebbins, 1964; Хохлов, 1970; Грант, 1984; Кашин, 1999, 2006; Репродуктивная биология ..., 2002; Шишкинская и др, 2004). Одна из причин этого, по-видимому, заключается в недостаточной изученности апомиктических таксонов. Существует ряд объективных и субъективных проблем, с которыми сталкиваются исследователи апомиктических групп: объем вида, морфологическая и географическая проблематика (Сенников, 2005). Необходимо расширение представлений о популяционной структуре апомиктических таксонов в их естественных условиях произрастания. К числу апомиктических групп принадлежат растения рода манжетка (*Alchemilla* L.).

**Цель и задачи исследования.** Целью работы является популяционное исследование агамно-полового комплекса *Alchemilla vulgaris* L.s.l..

При выполнении работы были поставлены следующие задачи:

1. Провести сравнительную характеристику ареалов микровидов манжетки.
2. Проанализировать данные о местах произрастания микровидов манжетки и их экологической приуроченности, приведенные в определителях и конспектах флор.
3. Охарактеризовать ценопопуляции манжетки (демографические параметры, частота многорозеточности, совместное произрастание микровидов) на территории Республики Марий Эл.
4. Оценить изменчивость морфометрических признаков манжетки в пределах одного местообитания и в экологически различающихся местообитаниях.
5. Провести морфологический анализ формы листовой пластинки *A. gracilis* Opiz, *A. monticola* Opiz, *A. schistophylla* Juz. в пределах одного местообитания методом геометрической морфометрии, сравнить форму листовой пластинки особей *A. gracilis* разных онтогенетических состояний генеративного периода в экологически различающихся местообитаниях.
6. Оценить флуктуирующую асимметрию листовой пластинки *A. gracilis* разных онтогенетических состояний генеративного периода в экологически различающихся местообитаниях.

**Научная новизна.** Впервые проведена сравнительная характеристика ареалов микровидов манжетки в трех масштабах: мировом (общее распространение), Восточной Европы, Республики Марий Эл. Впервые проанализированы данные об экологической приуроченности микровидов манжетки на территории России, приведенные в определителях и конспектах флор. Впер-

вые охарактеризована демографическая структура ценопопуляций манжетки в экологически различающихся местообитаниях. В экологически различающихся местообитаниях *A. gracilis* показаны различия по морфометрическим признакам, форме и флуктуирующей асимметрии листовой пластинки. Впервые методом геометрической морфометрии выявлены различия по форме листовых пластинок *A. gracilis*, *A. monticola*, *A. schistophylla*.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные результаты могут быть использованы при планировании исследований по популяционной биологии апомиктических видов растений. Материалы диссертации используются в лекционных курсах и практикумах «Морфология растений», «Апомиксис у растений», «Биометрия» при подготовке студентов по специальностям «Биология», «Биоэкология» в Марийском государственном университете.

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Микровиды манжетки, встречающиеся на территории Республики Марий Эл, имеют ареалы разной протяженности и разных типов зональности.
2. Местообитания большинства микровидов манжетки, встречающихся на территории Республики Марий Эл, характеризуются широкой амплитудой экологических факторов.
3. Онтогенетическая структура ценопопуляций манжетки определяется, главным образом, способами размножения. Способность особей манжетки к образованию боковых розеточных побегов (многорозеточности) определяется онтогенетическим состоянием растения и экологическими особенностями местообитаний.
4. Микровиды манжетки из одного местообитания различаются по морфометрическим признакам и форме листовых пластинок. Уровень флуктуирующей асимметрии и форма листовой пластинки манжетки зависят от экологических условий местообитания.

**Апробация работы.** Результаты диссертации были доложены на V Всероссийском популяционном семинаре «Популяция, сообщество, эволюция» (Казань, 2001); на XI съезде Русского ботанического общества (Барнаул, 2003); на VI Всероссийском популяционном семинаре «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» (Нижний Тагил, 2004); на VII Всероссийском популяционном семинаре «Методы популяционной биологии» (Сыктывкар, 2004); на конференции молодых ученых «Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты» (Екатеринбург, 2004); на VIII Всероссийском популяционном семинаре «Популяции в пространстве и времени» (Нижний Новгород, 2005); на научной конференции преподавателей МарГУ по итогам научно-исследовательской работы за 2004-2005 гг. (Йошкар-Ола, 2005); на международной научной конференции «Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы», посвящённой 200-летию Казанской ботанической школы (Казань, 2006); на IX Всероссийском популяционном семинаре «Особь и популяция – стратегии жизни» (Уфа, 2006); на Междуна-

родной конференции «Проблемы биологии растений», посвящённой 100-летию со дня рождения В.В.Письякуковой (Санкт-Петербург, 2006).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 12 работ, в том числе две – в журнале перечня ВАК.

**Структура и объём работы.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка использованных источников и приложения. Общий объём работы 218 страниц. В тексте диссертации приведены 37 таблиц и 32 рисунка. Список использованных источников содержит 215 источников, из них 35 на иностранных языках.

Исследование поддержано грантом «Внутрипопуляционная структурированность и изменчивость признаков у растений и лишайников» научной программы «Университеты России» (УР.07.01.012), грантом РФФИ «Исследование внутрипопуляционной эколого-генетической гетерогенности (на примере некоторых видов растений и лишайников)» (проект № 06-04-49191-а) и грантами МарГУ (задание Минобразования и науки РФ, 2001-2007).

Выражаю благодарность научному руководителю д.б.н., проф. Н.В. Гловову за всестороннюю помощь и советы в ходе работы над диссертацией. Выражаю глубокую признательность зав. кафедрой биологии растений МарГУ, д.б.н., проф. Н.В. Абрамову за предоставление для анализа флористических сборов манжетки на территории РМЭ, за постоянные консультации. Выражаю искреннюю признательность к.б.н., доц. кафедры высших растений МГУ им. М.В. Ломоносова К.П. Глазуновой за подробный и критический анализ гербарных образцов. Выражаю благодарность д.б.н., проф. А.Г. Васильеву, д.б.н. И.А. Васильевой, д.б.н., проф. Л.А. Жуковой, к.б.н., доц. Ю.Г. Суетиной, к.б.н., проф. Э.В. Шестаковой, к.б.н., с.н.с. И.А. Кшнясеву, к.б.н., доц. Л.В. Прокопьевой, к.б.н., доц. М.В. Бекмансурову, аспиранту А.Б. Трубянову, к.б.н., с.н.с. Л.Л. Войта за внимание и помощь на разных этапах работы.

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. Таксономия, морфология и онтогенез**

#### ***Alchemilla vulgaris* L.s.l.**

В главе даётся характеристика манжетки: таксономическое положение, особенности апомиктического размножения, морфологические и онтогенетические особенности.

Манжетка является факультативным апомиктом. Манжетка, произрастающая в пределах Восточной Европы, рассматривается в качестве агамнополового комплекса *Alchemilla vulgaris* L.s.l., который состоит из множества довольно однородных групп, апогамных видов (agamospecies), имеющих незначительные морфологические отличия. В практической систематике с определенной долей условности такие однородные группы приравниваются к «нормальным» амфимиктическим видам. По терминологии В.Гранта (1984),

такие группы называют микровидами. Жизненная форма, структура однолетних и многолетних органов у всех микровидов комплекса *A. vulgaris* одинаковы. Манжетка – моноподиально-розеточный, короткостороневидный травянистый поликарпик с плагитропным эпигеогенным корневищем, гемикриптофит. Микровиды различаются характером и степенью опушения листьев, цветков, генеративных побегов, размерами и формой листовой пластинки, лопастей и их зубцов.

В Европе встречается более 300 микровидов (Fröhner, 1999), из которых в центральной России были описаны 38 (Тихомиров и др., 1995). В Республике Марий Эл выявлено 27 микровидов (Абрамов, 1995; Глазунова, Обухова, 1999) – *A. baltica* Sam. ex Juz., *A. breviloba* Lindb. fil., *A. conglobata* Lindb. fil., *A. cymatophylla* Juz., *A. dasycrater* Juz., *A. filicaulis* Buser, *A. glabricaulis* Lindb. fil., *A. glaucescens* Wallr., *A. heptagona* Juz., *A. hians* Juz., *A. hirsuticaulis* Lindb. fil., *A. leiophylla* Juz., *A. lindbergiana* Juz., *A. litwinowii* Juz., *A. micans* Buser (*A. gracilis* Opiz), *A. monticola* Opiz, *A. nemoralis* Alechin, *A. plicata* Buser, *A. propinqua* Lindb. fil. ex Juz., *A. sarmatica* Juz., *A. schistophylla* Juz., *A. semilunaris* Alechin, *A. stellaris* Juz., *A. subcrenata* Buser, *A. substrigosa* Juz., *A. tubulosa* Juz., *A. vulgaris* L. emend. Fröhner (*A. acutiloba* Opiz), в том числе три микровида – в ходе выполнения настоящей работы (Глазунова, Кодочигова, 2004).

Так как определению микровидовой принадлежности подлежат особи только генеративного периода, онтогенез рассматривается в целом для *Alchemilla vulgaris* L.s.l. Онтогенетические состояния особей манжетки выделяются по совокупности качественных морфологических признаков (Петухова, 1977; Жукова, 1983, Тихомиров и др., 1995).

## ГЛАВА 2. Материал и методика

В главе приводится характеристика района исследования.

Сбор материала проводился в 1999-2005 гг. в 34 местообитаниях с типичными условиями произрастания манжетки на территории Республики Марий Эл (РМЭ) (в Юго-Западном (Ю-З) ботанико-географическом районе в местообитаниях Горномарийский район 1, 2, 3 (Гр1, Гр2, Гр3), в Ветлужско-Юшутском (В-Ю) – Керебеляк 1, 2, 3 (К1, К2, К3), в Южном (Ю) – Ручей (Р), Край луга (Кл), Луг (Л), в Оршанско-Кокшагском (О-К) – Железная дорога (Жд), Сосновая роща (Ср), в Восточном (В) – Куженер (К), Местообитания 1 и 2 (М1, М2), 1 – 16, А1, А2, А3, А4) и в одном местообитании в Кировской области (Ярнанск (Я)) с площадок размером 1 м<sup>2</sup> общей площади 788 м<sup>2</sup>.

Экологическая характеристика местообитаний на основе геоботанических описаний с использованием шкал Л.Г. Раменского и Д.Н. Цыганова получена в программном комплексе «Ecoscale». По шкалам Л.Г. Раменского наиболее полно охвачено экологическое пространство манжетки по шкале аллювиальности почв (70%); по другим шкалам оно не превышает 35% к экологическому ареалу. По шкалам Д.Н. Цыганова местообитания охватили

лишь незначительную часть экологического ареала – экологическое пространство варьирует от 9 до 20%, за исключением шкалы освещенности – затенения (40%).

Диагностику микровидов проводили по комплексу качественных морфологических признаков гербаризированных растений в генеративном периоде. Была проведена проверка точности определения 10 микровидов (467 растений) путем повторного определения (Кодочигова, 2003); подтверждена достоверность определения 95% растений. В исследованных местообитаниях выявлены все 27 микровидов РМЭ.

Анализ ареалов микровидов РМЭ проводили в трёх масштабах: мировом (общее распространение) (Юзепчук, 1941), Восточной Европы (Тихомиров, 2001) и РМЭ (на основе природного районирования республики по флористическим сборам Н.В.Абрамова (сборы 1972 – 2005 гг.), хранящимся в Гербарии Марийского государственного университета (YOLA) и популяционным сборам автора (Рис. 1). Составлены карты ареалов микровидов. При описании ареалов различали «неморально-бореальный» и «бореально-неморальный» типы ареалов конкретных микровидов.



Рис. 1. Места сборов манжетки в РМЭ  
(○ – флористические сборы Н.В. Абрамова, ● – популяционные сборы).

Для выявления экологических особенностей микровидов манжетки РМЭ использовали два подхода. Первый подход основан на результатах оценок местообитаний манжетки по экологическим шкалам, второй – на анализе

сведений о местах их произрастания, приведенных в определителях (18 источников). Места произрастания микровидов мы объединили в следующие группы: леса, светлые леса, кустарники, открытые места, сухие луга, влажные луга, вблизи водоемов.

Измеряли следующие признаки: количество листьев в розеточном побеге, длина листовой пластинки (мм), длина черешка листа (мм) у однорозеточных и многорозеточных растений *A. acutiloba*, *A. gracilis* и *A. monticola* g<sub>3</sub> онтогенетического состояния в местообитаниях Жд, Ср, К, Я

Измеряли морфометрические признаки у однорозеточных растений *A. gracilis* g<sub>1</sub>, g<sub>2</sub>, g<sub>3</sub> онтогенетических состояний генеративного периода из экологически различающихся местообитаний Гр1 и Гр2. Измерен 21 признак, в том числе 8 признаков вегетативной сферы (длина черешка листа, длина и ширина листовой пластинки, центральной лопасти листовой пластинки (мм), число листьев в розеточном побеге, число лопастей листовой пластинки, индекс – длина / ширина листовой пластинки) и 13 признаков генеративной сферы (длина и ширина гипантия, чашелистика, листочка подчашья, длина генеративного побега, цветоносной части генеративного побега (мм), индексы – длина чашелистика / ширина чашелистика, длина чашелистика / длина гипантия, длина листочка подчашья / длина гипантия, ширина листочка подчашья / длина чашелистика, ширина листочка подчашья / ширина чашелистика).

Методом геометрической морфометрии анализировали форму листовой пластинки *A. gracilis* (162 листовые пластинки) всех онтогенетических состояний генеративного периода из экологически различающихся местообитаний Гр1 и Гр2, *A. gracilis*, *A. monticola* и *A. schistophylla* (75 листовых пластинок) в g<sub>3</sub> онтогенетическом состоянии из местообитания М1.

Показатель флуктуирующей асимметрии оценивали по метрике М.В. Захарова (Захаров и др., 2000) у листовых пластинок однорозеточных растений *A. gracilis*. В местообитаниях Гр1, 2, 3 объёмы выборок по 25-50 листовых пластинок каждого онтогенетического состояния g<sub>1</sub>, g<sub>2</sub>, g<sub>3</sub>. Измеряли 16 признаков с левой и правой половины листовой пластинки.

Степень сходства разных местообитаний по микровидовому составу манжетки определяли с помощью коэффициента общности Жаккара (Василевич, 1969; Шмидт, 1984) и индекса биотической дисперсии Коха (Грейг-Смит, 1967).

Для характеристики демографической структуры ценопопуляций использовали коэффициент возрастности ( $\Delta$ ) А.А.Уранова (1975), индекс эффективности ( $\omega$ ) (Животовский, 2001), индекс восстановления ( $I_1$ ) и независимый от него индекс старения ( $I_2$ ) (Глотов, 1998).

В работе использованы следующие статистические методы: критерий  $\chi^2$ , критерий Вилкоксона-Манна-Уитни и парный критерий t-Стьюдента (при проведении множественных сравнений средних использовали поправку Бонферрони), вычисляли коэффициент ранговой корреляции Спирмена и



коэффициент конкордации Кенделла, критерий Крускала-Уоллиса, применяли различные схемы дисперсионного анализа, методы многомерной статистики – метод главных компонент, кластерный анализ, дискриминантный анализ (Глотов и др., 1982; Sokal, Rohlf, 1995; Айвазян, Мхитарян, 2001; Юнкеров, Григорьев, 2002;). При обработке данных использовали компьютерные пакеты «Statistica 5.11», «Statistica 6.0».

### ГЛАВА 3. Анализ ареалов и экологических особенностей микровидов манжетки

В главе рассматривается проблема географии апомиктов, приводятся данные литературы об экологических и фитоценологических особенностях манжетки.

27 микровидов манжетки, известных на территории РМЭ, распространены в 11 районах, принятых для указания общего распространения видов во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1941). Обширными ареалами обладают *A. acutiloba*, *A. gracilis*, *A. monticola*, *A. subcrenata*. Максимальные площади ареалов характерны для *A. monticola* и *A. gracilis*. Небольшими по площади ареалами обладают следующие группы микровидов: *A. hians*, *A. nemoralis*, *A. tubulosa* с восточноевропейско-западносибирским бореально-неморальным и *A. heptagona*, *A. semilunaris* с восточноевропейским неморально-бореальными типами ареалов.

В целом достаточно велика и широтная протяженность ареалов рассмотренных микровидов. Преобладающими широтными типами ареалов являются неморально-бореальный у *A. acutiloba*, *A. baltica*, *A. cymatophylla*, *A. dasycrater*, *A. heptagona*, *A. hirsuticaulis*, *A. leiophylla*, *A. plicata*, *A. propinqua*, *A. sarmatica*, *A. semilunaris* и бореально-неморальный у *A. breviloba*, *A. conglobata*, *A. filicaulis*, *A. glabricaulis*, *A. glaucescens*, *A. gracilis*, *A. hians*, *A. lindbergiana*, *A. nemoralis*, *A. substrigosa*, *A. tubulosa*. У четырех микровидов тип ареала бореальный (*A. monticola*, *A. schistophylla*, *A. stellaris*, *A. subcrenata*). Почти половина из рассматриваемых микровидов обнаружена на большей части территории Восточной Европы. Максимальную площадь распространения здесь занимает *A. monticola* (Рис. 2, восточнее Урала ареал не обозначен). Далее, в порядке уменьшения занимаемой территории, следуют *A. glaucescens*, *A. acutiloba*, *A. baltica*, *A. gracilis*, *A. subcrenata*. Широкое распространение (охватывают более половины площади Восточной Европы) характерно для *A. sarmatica*, *A. propinqua*, *A. cymatophylla*, *A. conglobata*, *A. hirsuticaulis*, *A. plicata*, *A. semilunaris*. Эндемичные микровиды Центра Восточной Европы – это *A. breviloba*, *A. dasycrater*, *A. schistophylla*, *A. substrigosa*, из них *A. dasycrater* имеет минимальную площадь распространения (Рис. 2).

Во всех природных районах РМЭ, из отмеченных для неё 27 микровидов, произрастают 15: *A. acutiloba*, *A. baltica*, *A. cymatophylla*, *A. hirsuticaulis*, *A. glabricaulis*, *A. gracilis*, *A. lindbergiana*, *A. litwinowii*, *A. monticola*, *A. plicata*,

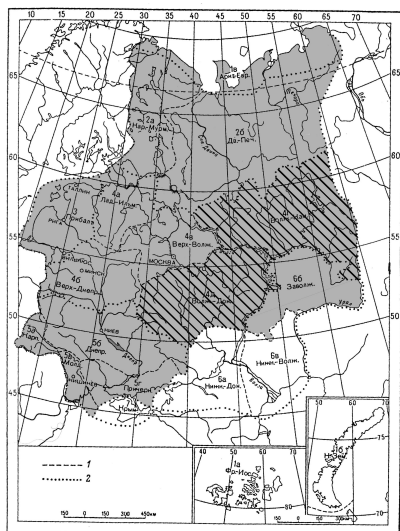


Рис. 2. Распространение *A. monticola* ■ и *A. dasycrater* ▨ в Восточной Европе.

*A. propinqua*, *A. sarmatica*,  
*A. stellaris*, *A. subcrenata*,  
*A. substrigosa*.

Всего лишь в нескольких, значительно удаленных друг от друга местонахождениях в республике пока обнаружены *A. filicaulis*, *A. hians*, *A. tubulosa*, *A. dasycrater*.

Между природными районами Республики не выявлено существенных различий по числу известных микровидов. В Ветлужско-Юшутском районе сборы манжетки проводились лишь в поймах рек, остальная территория района, по-видимому, менее благоприятна для произрастания манжетки, поскольку там почва заболочена, преобладают сосновые леса (Рис. 1).

Сравнение состава микровидов манжетки в природных районах республики с помощью коэффициента Жаккара показывает, что степень его сходства в разрезе природных районов значительна (от 81,5 до 92,6%), за исключением Юго-Западного района, где степень сходства ниже (от 60,7 до 67,9%). Индекс биотической дисперсии Коха (85%) подтверждает значительную степень сходства микровидового состава манжетки во всех природных районах республики.

Сравнение состава микровидов рода Манжетка РМЭ с составом микровидов в сопредельных с ней регионах – Нижегородской области, Кировской области, Республики Татарстан – с помощью коэффициента Жаккара показывает, что степень их сходства составляет, соответственно, 73,3; 51,7 и 48,6%. Сходство состава микровидов *Alchemilla* Республики Марий Эл с тем же более удаленных территорий – Удмуртской Республикой, Республикой Мордовия, Республикой Башкортостан равно 58,1; 57,1 и 24,5%, соответственно. Сходство состава микровидов манжетки РМЭ и более удаленной территории Московской области составляет 72,7%. Полученные данные отражают как степень изученности микровидового состава в том или ином регионе, так и разнообразие природных и климатических условий. В целом, растения рода *Alchemilla* предпочитают влажный климат (Малышев, 1972) и, в частности, освещенные мезофитные местообитания (Глазунова и др., 2007; Abramov, Kodochigova, 2007).

При анализе определителей и конспектов флор, установлено, что *A. gracilis* и *A. monticola* описаны практически во всех источниках, *A. dasicrater*, *A. hians* и *A. tubulosa* – в наименьшем количестве источников. В целом 22 микровида из 27 – в 9 и более изученных источниках. *A. acutiloba*, *A. baltica*, *A. gracilis*, *A. hirsuticaulis*, *A. leiophylla*, *A. monticola*, *A. sarmatica*, *A. subcrenata* характеризуются полным спектром местообитаний что свидетельствует, по-видимому, об их широкой экологической амплитуде. Из них *A. hirsuticaulis*, *A. monticola* чаще встречаются в открытых и сухих местообитаниях, *A. acutiloba*, *A. subcrenata* – в тенистых (леса, светлые леса, кустарники). *A. plicata* также имеет обширный спектр местообитаний, однако не был обнаружен вблизи водоемов, редко произрастает в зарослях кустарников и на влажных лугах.

Все микровиды манжетки, выявленные на территории Республики Марий Эл, приурочены, главным образом, к открытым местам, кроме *A. nemoralis*, преобладающего под пологом деревьев. По рассматриваемой классификации местообитаний большинство наших мест сбора материала располагается в открытых местах, три из которых (Ср, К, Гр1) – сухие луга, два (А4, 1) – влажные луга, два (М2 и 7) – леса, одно (Р) – вблизи водоёмов.

Сведения о местах произрастания микровидов манжетки целесообразно использовать лишь для выявления тенденций экологических особенностей микровидов, а не для статистического анализа данных о местах произрастания микровидов манжетки (Кодочигова, 2006б).

Для выявления экологических особенностей микровидов манжетки использовали оценки местообитаний по экологическим шкалам Л.Г. Раменского. Довольно сложно говорить об экологических предпочтениях отдельных микровидов, опираясь на результаты оценок по экологическим шкалам. Статистический анализ экологических особенностей манжетки был проведён с помощью метода главных компонент для 17 микровидов, которые встречаются более чем в трёх местообитаниях (Рис. 3). Выделяется группа из 8 микровидов: *A. breviloba*, *A. conglobata*, *A. gracilis*, *A. monticola*, *A. sarmatica*, *A. schistophylla*, *A. subcrenata* и *A. tubulosa*. Эти микровиды, по-видимому, обладают сходными экологическими предпочтениями, тем более что они чаще других микровидов встречаются совместно.

#### ГЛАВА 4. Характеристика ценопопуляций манжетки

Анализ ценопопуляций (ЦП) манжетки проводился в 15 местообитаниях. Охарактеризовать ЦП каждого микровида манжетки в отдельности не представляется возможным, так как микровидовая принадлежность может быть установлена только у особей генеративного периода. В качестве счетной единицы использовалась особь. Все исследованные ЦП манжетки являются нормальными неполночленными. Во всех ЦП отсутствуют проростки, в большинстве ЦП – особи ювенильного онтогенетического состояния, во мно-

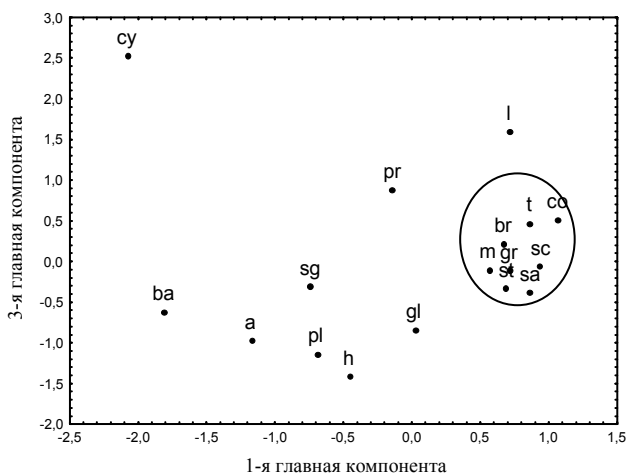


Рис. 3. Расположение микровидов в плоскости 1-й и 3-й главных компонент: а – *A. acutiloba*, ба – *A. baltica*, br – *A. breviloba*, co – *A. conglobata*, cy – *A. cymatophylla*, gl – *A. glabricaulis*, gr – *A. gracilis*, h – *A. heptagona*, l – *A. leiophilla*, m – *A. monticola*, pl – *A. plicata*, pr – *A. propinqua*, sa – *A. sarmatica*, sc – *A. schistophylla*, st – *A. subcrenata*, sg – *A. substrigosa*, t – *A. tubulosa*.

гих ЦП нет отмирающих особей, практически в половине ЦП – особей сильного онтогенетического состояния. По соотношению значений индекса возрастности и индекса эффективности 6 исследованных ЦП являются стареющими, одна – переходная-старая, 8 – старыми. Онтогенетические спектры разных ЦП представлены на рисунке 4.

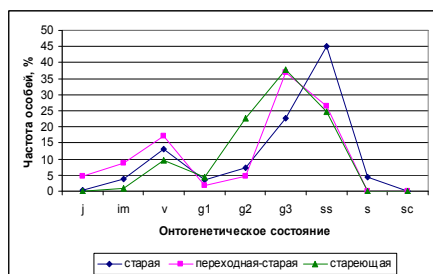


Рис. 4. Онтогенетические спектры разных типов нормальных ЦП манжетки.

Все онтогенетические спектры исследованных ЦП манжетки относятся к двувёршинному базовому спектру, который содержит две модальные группы. Первая группа относится к молодой части ЦП, подтверждает наличие семенного размножения; вторая – к старой части, обусловлена наличием вегетативного размножения.

Обнаружена практически функциональная связь между плотностями особей и розеток на

1м<sup>2</sup>. Выявлена высокая положительная связь между плотностью и индексом восстановления  $I_1$  (0,73), положительная связь между плотностью, рассчитанной по розеткам, и индексом старения  $I_2$  (0,53), высокая отрицательная связь между плотностью ЦП, индексом старения  $I_2$ , индексом восстановления  $I_1$  и индексом эффективности (от -0,71 до -0,82).

В генеративном периоде у манжетки возможно ветвление корневища. После многократного формирования генеративных боковых побегов верхушечная почка корневища отмирает, это стимулирует развитие одного, реже нескольких боковых вегетативных побегов, замещающих материнский, который еще в течение некоторого времени остаётся в живом состоянии. Реже боковые вегетативные побеги образуются до отмирания верхушечной почки (Тихомиров и др., 1995).

Все растения  $g_1$  онтогенетического состояния (267 особей) 16 микровидов являются однорозеточными.

Среди растений  $g_2$  онтогенетического состояния (661 особь) обнаружено 60 многорозеточных особей, среди которых преобладают двух- и трёхрозеточные особи (7,0% и 1,0%, соответственно). Максимальное количество розеток у особи равно шести. Многорозеточные особи обнаружены у 13 микровидов манжетки из 23, средняя частота многорозеточных особей составляет 8,6%. Частота многорозеточных особей *A.gracilis* ( $n = 401$ ) в разных местообитаниях различается статистически высоко значимо ( $\chi^2 = 46,82$ ;  $v = 11$ ;  $P = 0,3 \times 10^{-5}$ ).

У растений  $g_3$  онтогенетического состояния (1593 особей) встречается наибольшее количество многорозеточных особей (378). Среди многорозеточных растений  $g_3$  преобладают двух- и трёхрозеточные особи (13,7% и 5,7%, соответственно), повышается доля четырёх- и пятирозеточных особей (2,1% и 1%). Особи с большим количеством розеток единичны, максимальное количество розеток у особей этого возрастного состояния равно 19. Во всех местообитаниях, кроме М1, частоты многорозеточных растений у разных микровидов статистически значимо не различаются. Объединённая вероятность того, что частоты многорозеточных растений у разных микровидов в пределах местообитания не различаются, равна 0,26 ( $\chi^2 = 32,33$ ;  $v = 28$ ). В местообитании М1 выявлены статистически значимые различия между частотой многорозеточных особей у микровида *A.gracilis* (43%) и микровидов *A.monticola*, *A.sarmatica*, *A.schistophylla* (14%). В пределах местообитания у *A.gracilis* наблюдается зависимость: чем выше частота многорозеточных особей у  $g_2$  растений, тем выше частота многорозеточных особей у  $g_3$  растений ( $r_s = 0,65$ ;  $P < 0,05$ ). Частота многорозеточных особей  $g_3$  онтогенетического состояния в разных местообитаниях различна ( $\chi^2 = 119,76$ ;  $v = 13$ ;  $P = 10^{-10}$ ).

По-видимому, условия местообитания влияют на способность особи генеративного периода образовывать боковые побеги, приводя к многорозеточности. Однако сопоставление оценок местообитаний по экологическим шкалам

с частотой многорозеточных особей в местообитании не выявило каких-либо зависимостей. Можно отметить, что в местообитаниях, где наблюдается большая частота многорозеточных растений (Кл, Л), почвы супесчаные, более рыхлые, по сравнению с другими местообитаниями.

У особей манжетки постгенеративного периода максимальное количество розеточных побегов равно 8 в ss онтогенетическом состоянии. Среди многорозеточных растений этого онтогенетического состояния, как и у растений  $g_2$  и  $g_3$ , преобладают двух- и трёхрозеточные особи (12,8% и 4,6%, соответственно). Обследованные местообитания статистически высоко значимо различаются по частоте многорозеточных особей у растений ss ( $\chi^2 = 175,94$ ;  $v = 11$ ;  $P = 10^{-10}$ ). В разных местообитаниях частота многорозеточных особей манжетки в ss онтогенетическом состоянии не скоррелирована с частотой многорозеточных особей в  $g_3$  онтогенетическом состоянии ( $r_s = -0,35$ ;  $P = 0,29$ ). В процессе старения особи происходит перегнивание корневищ, связи между розеточными побегами нарушаются. Таким образом, частота многорозеточных особей у ss растений, в отличие от  $g_3$  растений, будет зависеть и от интенсивности процессов разрушения корневищ.

Среди многорозеточных растений s онтогенетического состояния преобладают двух- и трёхрозеточные особи (15,7% и 4,4%, соответственно). Максимальное количество розеточных побегов в сенильном онтогенетическом состоянии равно 7. Частоты многорозеточных особей у растений манжетки s онтогенетического состояния также различны в разных местообитаниях ( $\chi^2 = 13,78$ ;  $v = 2$ ;  $P = 0,001$ ). Обследованные местообитания характеризуются легко суглинистыми почвами, большая доля многорозеточных особей (45,5%) выявлена в местообитании Гр2 с влажнотуговым типом увлажнения, меньшая (17,5%) – в Гр1 с сухолуговым увлажнением.

Частота многорозеточных особей в разных онтогенетических состояниях различна ( $\chi^2 = 68,748$ ;  $v = 3$ ;  $P = 10^{-10}$ ): выше у  $g_3$ , ss, s особей (23,3%), ниже – у  $g_2$  (9,1%). У земляники лесной этот показатель максимален у  $g_2$  и  $g_3$  растений, среди ss растений наблюдается уменьшение частоты многорозеточных особей (Дубровная, Глотов, 2007).

Плотность генеративных розеточных побегов разных микровидов манжетки скоррелирована с общей плотностью розеточных побегов ( $r_s = 0,99$ ;  $P = 0,3 \times 10^{-11}$ ). Кластерный анализ местообитаний по плотности генеративных розеточных побегов показал, что максимальная плотность характерна для ненарушенных, открытых, большую часть дня хорошо освещенных местообитаний, склонов северной или западной экспозиции с достаточно увлажнёнными, довольно богатыми почвами.

На 1 м<sup>2</sup> может быть обнаружено до 8 микровидов (Кодочигова, Глазунова, 2004; Кодочигова, 2006а). Число микровидов на 1 м<sup>2</sup> зависит от числа микровидов в местообитании и плотности особей. Чем больше микровидов в местообитании, тем больше площадок, на которых совместно произрастают четыре, пять и шесть разных микровидов ( $r_s = 0,57 - 0,71$ ,  $P < 0,01$ ) и тем мень-

ше площадок с одним-двумя микровидами ( $r_s=-0,54$ ,  $P<0,05$ ). Чем выше плотность особей в местообитании, тем больше доля площадок с тремя, четырьмя, пятью микровидами ( $r_s=0,56 - 0,61$ ,  $P<0,05$ ) и, соответственно, меньше – с одним микровидом ( $r_s=-0,77$ ,  $P=0,8 \times 10^{-3}$ ).

Для оценки числа выявленных микровидов на определенной площади для каждого местообитания были построены графики зависимости медианы числа микровидов от величины обследованной площади. Получены типичные кривые насыщения (Рис. 5). В качестве «достаточной площади» (площади обследования, необходимой для достаточно полного выявления набора микровидов в местообитании) выбрана площадь, при которой число микровидов в местообитании отличается от выявленного на 0,5. Её находили непосредственно на графике или путем экстраполяции. Достаточные площади для разных местообитаний приведены в таблице 1.

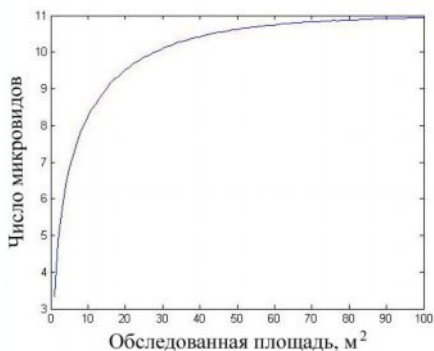


Рис. 5. Зависимость числа выявленных микровидов манжетки от размера обследованной площади в М1.

Таблица 1

Соответствие числа микровидов в местообитании  
величине обследованной площади

| Местообитание | Обследованная площадь, м <sup>2</sup> | Число микровидов | Достаточная площадь, м <sup>2</sup> |
|---------------|---------------------------------------|------------------|-------------------------------------|
| М1            | 100                                   | 11               | 42                                  |
| М2            | 77                                    | 8                | 58                                  |
| Гр1           | 15                                    | 9                | 34                                  |
| Гр2           | 15                                    | 3                | 6                                   |
| Гр3           | 15                                    | 5                | 15                                  |
| К1            | 14                                    | 6                | 12                                  |
| К2            | 15                                    | 6                | 33                                  |
| К3            | 12                                    | 5                | 10                                  |

## ГЛАВА 5. Изменчивость признаков манжетки

Анализ изменчивости морфометрических признаков манжетки имеет определенные трудности, связанные со сбором достаточного объема материала. Во-первых, в одном местообитании совместно произрастают несколько микровидов. Во-вторых, в полевых условиях точная диагностика большинства микровидов практически невозможна.

В достаточном объеме оказались представлены однорозеточные и много-розеточные растения *A. acutiloba*, *A. gracilis* и *A. monticola* г<sub>3</sub> онтогенетического состояния.

Сравнение изменчивости признаков у трех микровидов манжетки в одном местообитании Ср проводили с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (первый фактор – микровид, второй – число розеток у особи, модель I).

Число листьев у *A. acutiloba* не различается у одно- и многорозеточных особей, среднее 3,7. Число листьев у *A. gracilis* и *A. monticola* статистически значимо больше у однорозеточных растений, чем у многорозеточных: у *A. gracilis* 4,2 и 3,4, соответственно, у *A. monticola* – 4,7 и 4,1.

Длина листовой пластинки и длина черешка листа у всех трех микровидов значимо не различается у одно- и многорозеточных растений, значения признаков выше у *A. acutiloba* (29,1 мм), чем у *A. gracilis* и *A. monticola* (среднее 21,5 мм).

При этом все три микровида различаются между собой по средней длине черешка: *A. acutiloba* – 141,8 мм, *A. gracilis* – 97,4 мм и *A. monticola* – 76,5 мм.

Сравнение изменчивости одного микровида в различных местообитаниях проведено с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (первый фактор – местообитание, второй – число розеток у особи, модель I).

У *A. acutiloba* с разным числом розеток у особи число листьев одинаково в разных местообитаниях. Длина листовой пластинки и длина черешка листа *A. acutiloba* одинаковы у растений с разным числом розеток, но различаются значимо в разных местообитаниях: длина листовой пластинки в местообитании ЖД 44,2 мм, в Ср – 29,1 мм; длина черешка листа на Железной дороге – 262,5 мм, в Сосновой роще – 141,8 мм.

У *A. gracilis* число листьев на этом материале оказывается разным у одно- и многорозеточных растений (средние 4,7 и 4,4), в Ср и в Я (среднее 4,0 и 5,7), при этом взаимодействие факторов не значимо. Длина листовой пластинки *A. gracilis*, различная в местообитаниях Ср и Я, составляет, соответственно, 21,3 и 35,2 мм. По длине черешка листа, как и по числу листьев, у *A. gracilis* различаются и одно-многорозеточные растения (110,8 мм и 164,5 мм), и растения из местообитаний Сосновая роща (97,4 мм) и Яранск (182,7мм). Разное поведение явно скоррелированных длины листовой пластинки и длины черешка листа объясняется, по-видимому, небольшими объемами выборок и локальной гетерогенностью среды обитания.

У *A. monticola* по всем признакам значимые различия выявлены только между местообитаниями Сосновая роща и Куженер: число листьев, соответственно, – 4,6 и 6,3, длина листовой пластинки – 21,6 мм и 46,9 мм, длина черешка листа – 76,5 мм и 170,4 мм.

Для характеристики структуры изменчивости признаков каждого микровида был проведен иерархический дисперсионный анализ: место сбора – площадка – особь – розетка (для многорозеточных – особь). В этой иерархии



факторов отличные от нуля значения получены только для места сбора (Кодочигова и др., 2001; Кодочигова, 2004).

Оценка изменчивости морфометрических признаков *A. gracilis* в экологически различающихся местообитаниях Гр1 и Гр2 показала, что признаки вегетативной сферы различаются, генеративной – довольно близки. При сравнении дисперсий признаков прослеживается общая тенденция к увеличению изменчивости признаков в Гр2, однако лишь немногие отношения дисперсий статистически значимы. По другим признакам, относящимся к генеративной сфере, изменчивость выражена слабо, по индексам изменчивость не выражена.

Анализируя связь между признаками *A. gracilis* (коэффициент корреляции Спирмена), можно отметить сходство общей схемы распределения коэффициентов корреляции для растений разных онтогенетических состояний в разных местообитаниях. Полученные коэффициенты корреляции имеют смысл корреляционных плеяд (Берг, 1993). В таблице 2 приведены осредненные коэффициенты корреляции между признаками. Наиболее высокие средние значения коэффициентов корреляции получены между признаками вегетативной сферы (0,59) и между признаками генеративной сферы (0,47), между другими парами признаков – от 0,10 до 0,19. Большие различия между средними значениями признаков в экологически различающихся условиях, вероятно, не влияют на характер связей между признаками. Корреляции между вегетативными признаками выше, чем между генеративными признаками. Аналогичные данные были получены К.П.Глазуновой и В.Д.Мятлевым (1990) для *A. monticola*. Наблюдается сходство коэффициентов корреляции у растений разных онтогенетических состояний генеративного периода (Кодочигова, Парастаева, 2004).

Был проведён анализ формы листовых пластинок *A. gracilis*, *A. monticola*, *A. schistophylla* с помощью метода геометрической морфометрии. Для каждого микровида вычислена эталонная конфигурация листовой пластинки (Рис. 6).

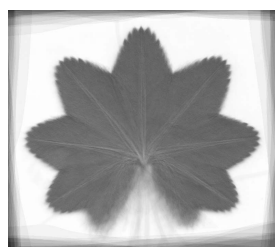
Эталонная конфигурация листовой пластинки *A. gracilis* округлая, с лопастями треугольной формы, несущими мелкие острые зубцы; *A. monticola* округлая, с полукруглыми лопастями, несущими мелкие туповатые зубцы; *A. schistophylla* почковидная, с полукруглыми лопастями, несущими крупные островатые зубцы, с отчетливыми надрезами между лопастями.

Дискриминантный анализ показал статистически высоко значимые различия формы листовых пластинок трех микровидов ( $P < 10^{-5}$ ). На рисунке 7 показано размещение листовых пластинок микровидов в плоскости канонических дискриминантных функций (КДФ) (Кодочигова и др., 2006).

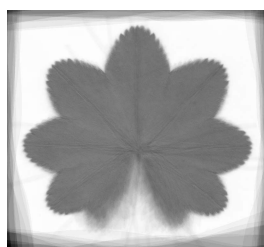
Таблица 2

Средние значения коэффициентов корреляции Спирмена  
между признаками *A. gracilis*. Выделены значения  $> 0,24$

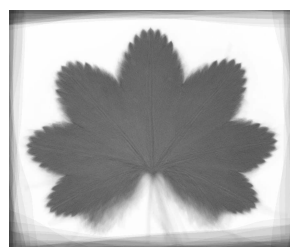
| Онто-<br>генетическое<br>состояние | Признаки                    | Местообитание |             |
|------------------------------------|-----------------------------|---------------|-------------|
|                                    |                             | Гр1           | Гр2         |
| g <sub>1</sub>                     | Вегетативные                | <b>0,47</b>   | <b>0,56</b> |
|                                    | Генеративные / вегетативные | 0,24          | 0,14        |
|                                    | Генеративные                | <b>0,68</b>   | <b>0,48</b> |
|                                    | Индексы / вегетативные      | 0,15          | 0,19        |
|                                    | Индексы / генеративные      | 0,05          | 0,01        |
|                                    | Индексы / индексы           | 0,01          | 0,02        |
| g <sub>2</sub>                     | Вегетативные                | <b>0,56</b>   | <b>0,55</b> |
|                                    | Генеративные / вегетативные | 0,11          | 0,14        |
|                                    | Генеративные                | <b>0,32</b>   | <b>0,48</b> |
|                                    | Индексы / вегетативные      | 0,23          | 0,17        |
|                                    | Индексы / генеративные      | 0,03          | -0,02       |
|                                    | Индексы / индексы           | 0,09          | -0,02       |
| g <sub>3</sub>                     | Вегетативные                | <b>0,69</b>   | <b>0,71</b> |
|                                    | Генеративные / вегетативные | 0,20          | -0,13       |
|                                    | Генеративные                | <b>0,44</b>   | <b>0,42</b> |
|                                    | Индексы / вегетативные      | 0,22          | 0,20        |
|                                    | Индексы / генеративные      | 0,05          | -0,04       |
|                                    | Индексы / индексы           | 0,09          | -0,01       |



а



б



в

Рис. 6. Эталонная конфигурация листовой пластинки:  
а – *A. gracilis*; б – *A. monticola*; в – *A. schistophylla*.

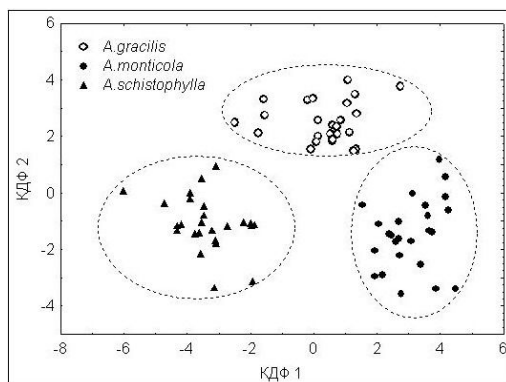


Рис. 7. Положение листовых пластинок трех микровидов в плоскости КДФ.

Было проведено сравнение формы листовой пластинки *A. gracilis* разных онтогенетических состояний генеративного периода в одном местообитании. Не выявлены статистически значимые различия формы листовой пластинки ни в Гр1 (Лямбда Уилкса = 0,19;  $F(80;78) = 1,27$ ;  $P < 0,15$ ), ни в Гр2 (Лямбда Уилкса = 0,25;  $F(80;78) = 0,97$ ;  $P < 0,56$ ). Далее сравнивали форму листовой пластинки *A. gracilis* в экологически различающихся местообитаниях независимо от онтогенетического состояния генеративного периода. Выявлены статистически высоко значимые различия формы листовой пластинки в экологически контрастных местообитаниях (Лямбда Уилкса = 0,26;  $F(40;121) = 8,61$ ;  $P < 0,01 \times 10^{-3}$ ). Для каждого местообитания получена эталонная конфигурация листовой пластинки (Рис. 8). Эталонная конфигурация листовой пластинки *A. gracilis* из местообитания Гр1 характеризуется почковидной формой с округлыми лопастями, редкими и крупными зубцами. Главные жилки вторых пар лопастей относительно главной жилки центральной лопасти располагаются практически под углом  $90^\circ$ . Эталонная конфигурация листовой пластинки из Гр2 имеет округлую форму с лопастями треугольной формы, частыми и мелкими зубцами. Главные жилки вторых пар лопастей относительно главной жилки центральной лопасти располагаются под углом менее  $90^\circ$ .

Показатель флуктуирующей асимметрии оценивали у листовой пластинки *A. gracilis* разных онтогенетических состояний генеративного периода в местообитаниях Гр1, Гр2, Гр3 (Кодочигова и др., 2005). Статистически высоко значима разница между местообитаниями, не значима разница между онтогенетическими группами и, естественно, не значимо взаимодействие местообитание-онтогенетическая группа. Исходя из полученных результатов, для оценки различий между местообитаниями в каждом из них были объединены



Гр1



Гр2

Рис. 8. Эталонная конфигурация листовой пластинки *A. gracilis*.

данные по растениям разных онтогенетических состояний. Однофакторный дисперсионный анализ показал статистически высокосignимые различия между местообитаниями, выявлены различия: Гр1 отличается от Гр2 и Гр3 ( $P < 0,01$ ), в то время как Гр2 и Гр3 между собой не различаются ( $P=0,84$ ). Среднее значение показателя флуктуирующей асимметрии листа в местообитании Гр1 –  $0,032 \pm 0,0013$ ; в Гр2 –  $0,025 \pm 0,0009$ ; в Гр3 –  $0,026 \pm 0,0012$ . Наибольшая величина флуктуирующей асимметрии соответствует ЦП из местообитания Гр1, условия произрастания в которой, судя по развитию растений, хуже, чем в Гр2 и Гр3. Местообитание Гр1, характеризующееся сухолуговым увлажнением и слабой аллювиальностью, оказывается менее благоприятным для развития растений *A. gracilis*, с точки зрения стабильности развития. Сравнение величины флуктуирующей асимметрии листовой пластинки *A. gracilis* с данными по асимметрии листовой пластинки березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и земляники лесной (*F. vesca* L.) показывает, что показатель флуктуирующей асимметрии *A. gracilis* ближе к данным для *B. pendula* (0,045) (Софронова, 2003), и оба они ниже, чем для *F. vesca* (0,064) (Бахтина, 2003).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В **Заключении** приведены основные результаты исследований ценопопуляций манжетки *Alchemilla vulgaris* L.s.l. и намечены основные пути дальнейших исследований.

## ВЫВОДЫ

1. Большинство микровидов манжетки, встречающихся на территории Республики Марий Эл, широко распространены в умеренных областях мира, *A. breviloba*, *A. dasycrater*, *A. schistophylla*, *A. substrigosa* являются эндемиками Центра Восточной Европы. Ареалы микровидов манжетки характеризуются разным типом зональности (неморально-бореальный, бореально-неморальный, бореальный). Сложный состав микровидов на территории Рес-

публики Марий Эл отражает её местоположение на границе Европейской и Западно-Сибирской провинций Евросибирской флористической области как одной из областей формообразования рода *Alchemilla* L.

2. Для большинства микровидов манжетки, встречающихся на территории Республики Марий Эл, характерна пластичность и широкая амплитуда по большинству экологических факторов. Все микровиды манжетки, выявленные на территории Республики Марий Эл, приурочены, главным образом, к открытым местам, кроме *A. nemoralis*, произрастающего под пологом деревьев. Микровиды *A. acutiloba*, *A. baltica*, *A. gracilis*, *A. hirsuticaulis*, *A. leiophylla*, *A. monticola*, *A. sarmatica*, *A. subcrenata* характеризуются полным спектром местообитаний. *A. breviloba*, *A. conglobata*, *A. gracilis*, *A. monticola*, *A. sarmatica*, *A. schistophylla*, *A. subcrenata* и *A. tubulosa* обладают сходными экологическими предпочтениями, чаще других микровидов встречаются совместно.

3. Согласно классификации Л.А. Животовского, исследованные ценопопуляции манжетки относятся к нормальным, стареющим – старым. Онтогенетические спектры имеют два пика, меньший из них приходится на виргинильное онтогенетическое состояние, больший – на старое генеративное и субсенильное онтогенетическое состояние. Супесчаные, рыхлые почвы способствуют образованию боковых побегов у особей среднего и старого генеративного состояния; частота многорозеточных особей у растений субсенильного состояния зависит от интенсивности процессов разрушения корневищ. Максимальная плотность манжетки характерна для ненарушенных, открытых, большую часть дня хорошо освещенных местообитаний, склонов северной или западной экспозиций с достаточно увлажнёнными, довольно богатыми почвами.

4. Выявлены различия по морфометрическим признакам вегетативной сферы особей старого генеративного онтогенетического состояния *A. acutiloba*, *A. gracilis* и *A. monticola*, произрастающих в пределах одного местообитания; показана выраженная изменчивость растений этих микровидов из разных местообитаний и с разным числом розеток. Растения *A. gracilis* в экологически различающихся условиях резко различаются по мерным признакам вегетативной сферы и не различаются или слабо различаются по признакам генеративной сферы. Доля изменчивости между растениями разных онтогенетических состояний генеративного периода в общей изменчивости в пределах одного местообитания относительно невелика по всем признакам. Выявлены группы признаков, характеризующиеся разной степенью скоррелированности: между признаками вегетативной сферы среднее значение ко-

эффекта корреляции – 0,59; между признаками генеративной сферы – 0,47; остальные группы признаков скоррелированы слабо.

5. С помощью метода геометрической морфометрии установлено, что форма листовой пластинки *A. gracilis* разных онтогенетических состояний генеративного периода в пределах одного местообитания не различается, форма листовой пластинки генеративного периода в экологически контрастных местообитаниях разная. Получены типичные изображения формы листовых пластинок *A. gracilis*, *A. monticola*, *A. schistophylla*; показаны разные направления изменчивости листовых пластинок этих микровидов.

6. Показатели флуктуирующей асимметрии листовой пластинки растений *A. gracilis* разных онтогенетических состояний генеративного периода в пределах одного местообитания не различаются. В экологически различающихся местообитаниях показатель флуктуирующей асимметрии разный: выше – в местообитании, характеризующемся сухолуговым увлажнением, по-видимому, менее благоприятном для растений *A. gracilis*, в двух других местообитаниях с влажнолуговым увлажнением показатели несколько ниже.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Публикации в журналах перечня ВАК

1. Глазунова, К.П. Новые для флоры Республики Марий Эл виды манжеток (*Alchemilla* L., Rosaceae) / К.П. Глазунова, О.В. Кодочигова (Жукова) // Бюлл.МОИП. Отд. биол. – 2004. – Т.109, вып.3. – С. 86.
2. Глазунова, К.П. Сравнительная характеристика ареалов микровидов рода Манжетка (*Alchemilla* L., Rosaceae) / К.П. Глазунова, Н.В. Абрамов, О.В. Кодочигова (Жукова) // Бюлл.МОИП. Отд. биол. – 2007. – Т.112, вып.5. – С. 30-39.

### Публикации в других изданиях

3. Кодочигова (Жукова), О.В. Локальное видовое разнообразие и популяционная структура манжеток (*Alchemilla* L.) / О.В. Кодочигова (Жукова), О.В. Лаврова, К.П. Глазунова, Н.В. Глотов // V Всероссийский популяционный семинар «Популяция, сообщество, эволюция». – Казань: ЗАО «Новое издание», 2001. – Ч.1. – С. 53-55.
4. Кодочигова (Жукова), О.В. О точности диагностики микровидов рода *Alchemilla* L. / О.В. Кодочигова (Жукова) // Ботанические исследования в Азиатской России. Матер. XI съезда Русского ботанического общества. – Барнаул: АзБука, 2003. – Т.1. – С. 258-259.
5. Кодочигова (Жукова), О.В. Изменчивость морфометрических признаков ценопопуляций манжетки (*Alchemilla* L.) в экологически различающихся местообитаниях / О.В. Кодочигова (Жукова) // Ученые записки НТГСПА

- 2004: Матер. VI Всероссийского популяционного семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии». – Нижний Тагил, 2004. – С. 115-157.
6. Кодочигова (Жукова), О.В. Изменчивость морфометрических признаков *Alchemilla gracilis* Opiz в контрастных экологических условиях / О.В. Кодочигова (Жукова), Н.Г. Парастаева // Методы популяционной биологии: Сб. матер. докладов VII Всероссийского популяционного семинара. – Сыктывкар, 2004. – Ч.1. – С. 104-106.
  7. Кодочигова (Жукова), О.В. Микроэкологическое разнообразие микровидов манжетки (*Alchemilla vulgaris* L.s.l.) / О.В. Кодочигова (Жукова), К.П. Глазунова // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: Матер. конф. молод. ученых. – Екатеринбург: Академкнига, 2004. – С. 103-104.
  8. Кодочигова (Жукова), О.В. Флуктуирующая асимметрия листовой пластинки манжетки грациозной (*Alchemilla gracilis* Opiz) / О.В. Кодочигова (Жукова), Н.В. Глотов, Н.П. Белякова // Популяции в пространстве и времени. Сб. матер. VIII Всероссийского популяционного семинара. – Нижний Новгород, 2005. – С. 150-153.
  9. Кодочигова (Жукова), О.В. Разнообразие микровидов манжетки (*Alchemilla vulgaris* L.s.l.) в разных местообитаниях / О.В. Кодочигова (Жукова) // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: Матер. международ. науч. конф., посвящ. 200-летию Казан. бот. школы. – Казань, 2006а. – Ч.2. – С. 23-24.
  10. Кодочигова (Жукова), О.В. Экологические особенности микровидов манжетки (*Alchemilla* L.) Республики Марий Эл / О.В. Кодочигова (Жукова) // Проблемы биологии растений: Матер. международ. конф., посвящ. 100 лет. со дня рождения В.В.Письяуковой. – Санкт-Петербург: Издательство «ТЕССА», 2006б. – С. 78-83.
  11. Кодочигова (Жукова), О.В. Изменчивость листовых пластинок микровидов манжетки (*Alchemilla gracilis* Opiz, *A. monticola* Opiz, *A. schistophylla* Juz.) / О.В. Кодочигова (Жукова), Н.В. Глотов, О.Г. Бакулина // Особь и популяция – стратегии жизни: Сб. матер. IX Всероссийского популяционного семинара. – Уфа: Издательский дом ООО «Вилли Окслер», 2006. – Ч.2. – С. 187-194.
  12. Abramov, N.V. Republic of Mary El, Russia (European part) / N.V. Abramov, O.V. Kodochigova (Жукова) // Kurtto, A. 2007: Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe. 14. Rosaceae (*Alchemilla* and *Aphanes*) / A. Kurtto, S.E. Fröhner, R. Lampinen (eds.). – Helsinki: The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, 2007. – 200 p.